

Tisztelt Elnök Úr, Tisztelt Bírálok és Tisztelt Doktori Bizottság!

Válasz az opponensi véleményekre – Prof Székely Tamás, 2016 október 20

Köszönöm mindhárom bírálónak ez elismerő szavakat. Vámbéry Ármin, a neves magyarságkutató aki gyalog járta be Közép-Ázsiát, az egyik könyvét egy török közmondással kezdi: „*Csak az ördög dicséri önmagát*”. Vámbéryvel egyetértve megköszönöm a dicsérő szavakat, de azokat nem kívánom megismételni, és az opponenseknek adott válaszokban a kritikai megjegyzésekre és javaslatokra koncentrálok. Mindhárom bírálónak (Prof Miklósi Ádám, Dr Garamszegi László és Dr Magura Tibor) hálás vagyok az alapos és gondolatébresztő bírálatokért.

Mielőtt a részletes válaszokra térnék, egy gondolatot szeretnék megosztani a T. Bírálókcal és a Doktori Bizottsággal. Habár a doktori disszertációm cikkeinek nagyrésze viselkedéshez kapcsolódik, a legtalálhatóbb megnevezése a témának mégis viselkedési evolúcióbiológia lenne. A viselkedésbiológia, etológia és viselkedésökológia három egymással közelrokon vizsgálati terület, azonban ezek egyike sem fedi le teljes mértékben a disszertáció témáját. Az ivari méretkülönbséggel és az ivararánnal foglalkozó cikkek mutatják jól ennek az okát: az ivari méretkülönbség kutatása az evolúciós ökológiához míg az ivararány vizsgálata a populációs demográfiához áll közel. Tehát a disszertáció cikkeit a viselkedés fűzi össze, habár a kutatói kérdések megválaszolásához viselkedésökológia, evolúciósökológiai és populációs demográfiai módszereket használok.

Prof Miklósi Ádám

Köszönöm az elismerő szavakat, ezek különösen jól esnek egy nemzetközi élvonalba tartozó kollégától.

1. Modellezés és empirikus vizsgálatok. A viselkedésökológiai kutatások egy szakaszában tényleg a modellezés és néhány jól ismert állatfajra vonatkozó vizsgálatok dominálták. Ezen a szakaszon azonban már túl vagyunk, és a modern viselkedésökológia kutatások lényegesen szélesebbek. Az elméleti modellezés és az empirikus adatok közti kapcsolat (vagy annak hiánya) örökzöld téma a biológiában – talán a nature versus nurture vitához hasonlítható. Mindkettőre szükség van, azaz modellekre is és empirikus vizsgálatokra is, és ideális esetben ez a kettő együtt halad előre.
2. Viselkedésökológia és etológia. A tudományterületek határait nehéz pontosan meghatározni mert minden változik: új módszerek jönnek elő, új modellfajokat tanulmányozunk és új felfedezéseket teszünk. Tinbergennek teljesen igaza volt hogy a viselkedéseket 4 oksági szempontból lehet (és kell is) vizsgálni. Mindegyik megközelítésnek van előnye de ugyanakkor korlátja is. A legtöbb összefoglaló munka és tankönyv az interdiszciplináris kutatások erőseit hangsúlyozza (jogosan), a realitás azonban az hogy az interdiszciplináris kutatáshoz nehezebb támogatást szerezni mint jól fókuszált intra-diszciplináris kutatáshoz, és az interdiszciplináris publikációk valószínűleg kevésbé hivatkoztak is.
3. Személyiségkutatás. Teljesen egyetértek a T. Bírálóval: a personality kutatás sokban hasonló ahhoz amit az etológusok és pszichológusok hosszú évek óta vizsgálnak. Nyilván vannak új aspektusai a kurrens kutatásoknak, aminek köszönhetően mégis újat tud mondani ez az irányzat.
4. Ivari dimorfizmus. Szerintem lényeges megjegyezni, hogy a T. Bíráló által említett munkában több hipotézist teszteltünk és máig is a legnagyobbnak számító adatbázist használtuk. A viselkedésbiológiai kutatások gyakran egy (vagy kevés) fajra koncentrálnak, és ahhoz hogy eldöntsük milyen folyamatok jelentősek, szükség van komparatív vizsgálatokra amelyek gyakran 100 vagy akár 1000 fajra vonatkozó megállapításokat tesznek.

A komparatív megközelítés erényét mi sem bizonyítja jobban, mint hogy Charles Darwin munkásságának nagyrésze megfigyelésen és fajok közti összehasonlításon alapult. Ugyan Darwin végzett néhány kísérletet és ezekből hasznos megállapításokat származtatott, szinte minden nagyobb munkája fajok közötti összehasonlításon alapult.

5. Komparatív vizsgálatok és evolúció. A biológiai kutatásban gyakran használjuk a jelen állapotra vonatkozó mintázatokat és ezekből a mintázatokból következtetünk az evolúciós múltra és magára az evolúciós folyamatra (pattern *versus* process). Szerencsére a modern komparatív módszerekkel becsülni lehet az evolúciós múltat, és fel lehet deríteni hogy melyik evolúciós modell illeszkedik legjobban az adatokra. A T. Bírálóval teljesen egyetértek, hogy lényeges a mikro- és makroevolúciós folyamatokat összekötni: érdemes lenne elgondolkozni HOGYAN.
6. Specifikus *versus* általános eredmények. Tényleg fennáll a veszély hogy úgy választjuk meg a kutatási alanyunkat, hogy az befolyásolhatja egy adott hipotézis vizsgálatát: erre vonatkozik a Krogh szabály (Katz 2016): *“For a large number of problems there will be some animal of choice or a few such animals on which it can be most conveniently studied”*. Érdemes észben tartani, hogy a Krogh szabály nem arra vonatkozik melyik fajnál IGAZOLHATJUK a hipotézisünket, hanem arra hogy melyik fajnál tudjuk VIZSGÁLNI a hipotézist.

A tudomány előrehaladásával új élőlénycsoportokon teszteljük a hipotéziseket, amik kiderítik hogy az adott hipotézisnek van-e általános magyarázó ereje, és ha van, mekkora.

7. Szociobiológia *versus* viselkedésökológia. A szociobiológia terminus korábbról származik mint a viselkedésökológia. Az 1970-s években a két terminus egymás mellett létezett: Észak-Amerikában nagyrészt szociobiológia néven futott, míg Európában viselkedésökológia néven. Szerintem két oka van hogy manapság nagyrészt viselkedésökológiáról hallunk.

Egyrészt, a szociobiológiát E. O. Wilson kollégai (vagy inkább tudományos versenytársai: Lewontin és Gould) politikai tartalommal töltötték fel, és a viták eredménye az lett hogy számos viselkedésbiológus elkerüli ezt a terminust mivel nem akar felesleges polémikba belekeveredni. Másrészt, Nick Davies-vel beszélgettem nemrégiben erről, és szerinte a kezdeti viselkedés-ökológiai vizsgálatokban pl. optimális táplékkerésben, nem a szociális komponens volt a lényeges hanem a környezeti hatás, amit a viselkedésökológia terminus jobban kifejez mint a szociobiológia.

8. Felnőttkori ivararány hálózatközpontú megközelítése. Érdekes javaslat, érdemes lesz a jövőben megvizsgálni. A felnőttkori ivararányvizsgálatok még az elején járnak, nem ismerjük pontosan sem az okokat sem pedig a következményeket. Néhány éven belül érdemes lesz erre az ötletre visszatérni - köszönöm a javaslatot.
9. Evolúció (ld fent az 5. pontot). A biológiai tudományokban gyakran a mintázatból következtetünk az evolúciós folyamatokra. Az evolúciót nehéz mérni – talán a kísérletes evolúció (experimental evolution) kivételével aminek meg van a saját korlátja - tehát sokszor arra kényszerülünk hogy a két dimenzióból (kurrens tulajdonságok és jelenségek) a harmadik dimenzióra (idő) következtessünk.
10. Modellezés *versus* empirikus adatok (ld fent az 1. pontot). A viselkedésökológia kezdeti éveiben tényleg néhány elméleti modell és kevés számú empirikus vizsgálat dominált. Ez az idő elmúlt, és a kutatók keresik az elméleti modellek és az empirikus adatok közti kapcsolatokat. Számtalan jól vizsgált faj létezik mostmár, és a nagyszámú komparatív vizsgálat segítségével tesztelhetjük az egyes mintázatok érvényességét széles taxonómiai skálán.

11. A szaporodási rendszerek okai és következményei. A párzási- és utódgondozási rendszerek evolúciós kapcsolatait nehéz egyetlen ábrában összefoglalni. Maurice Escher képe annyiban releváns, hogy jól mutatja hogy ami ok egyes szempontból, az következmény lehet egy másik szempontból.

Egyetértek Ádámmal, hogy Tézisekben bizonyos mértékben önkényesen választottam ki az új eredményeket. Bizom benne hogy a Disszertáció alapjául szolgáló 12 közleményben van valamennyi új eredmény. Hogy hány új eredmény pontosan, az függ attól hogyan definiáljuk mi számít új eredménynek: egy cikkben több új eredmény is lehet, de lehet olyan cikk is amiben nincs egy új eredmény sem. Annak ellenére hogy a scientológusok számos látszólag hasznos mérőszámot találtak ki a tudomány mérésére (pl publikációk száma, citációk száma, folyóirat impakt faktora), valójában a tudományos eredmények újdonságát nehéz kvantifikálni, mivel egy felfedezés jelentőségét sokszor csak évek (vagy akár évtizedek) után ismerjük meg.

Dr Garamszegi László

Köszönettel és megtiszteléssel vettem Dr Garamszegi László értékelését. Részletes válaszaim az alábbiak:

1. Disszertáció szerkezete. Egyetértek a T. Bírálóval hogy a Disszertáció három fő része eltérő szerkezetet követ. Egy tudományos munkákban ez nem meglepő: ami jól működik egy szituációban nem szükségszerűen sikeres egy másik szituációban.

Próbáltam arra törekedni, hogy az eredményeknél el lehessen különíteni hogy saját kutatómunkámból vagy mások által végzett kutatásból származnak: próbáltam egyes szám (vagy többes szám) első személyében beszélni a saját kutatásomból származó eredményekről, és az állítások végén hivatkozom a forrást amiből rendszerint kideríthető hogy mások vagy általam végzett kutatásról van szó.

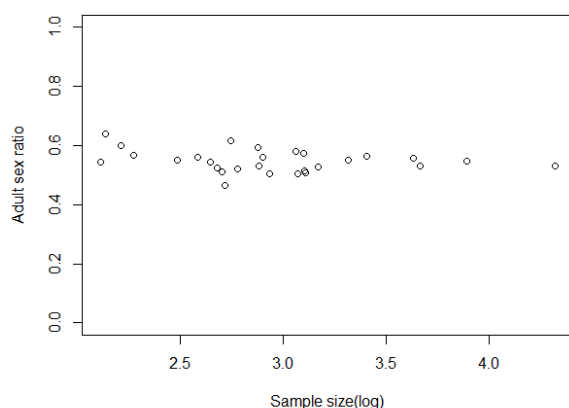
2. Ivari dimorfizmus index. A log (hím/nőstény) index óriási előnye, hogy nem a hímekre és a nőstényekre külön-külön ható szelekciós nyomást reprezentálja – aminek akár több tucatnyi részkomponense is lehet – hanem a két nemre ható szelekciós nyomás eredőjét.

Az index hátránya azonban - teljesen egyetértve a T. Bírálóval – hogy a log (hím/nőstény) arányban bekövetkező változás három folyamat eredmény lehet és ezeket a folyamatokat nem egyszerű elkülöníteni: a hím mérete változik, a nőstény mérete változik vagy mindkét nem mérete változik. A Disszertációban említett cikkekben rendszerint a hímekre koncentráltunk, habár próbáltuk hangsúlyozni az alternatív magyarázatokat is.

3. Párosodási versengés. A T. Bírálóval teljesen egyetértek. Az utóbbi évek vizsgálatai számos fajnál fedezték fel hogy a párosodási versengés nem csupán a párkapcsolat tartósságával és mértékével jellemezhető, hanem a páron kívüli kapcsolatokkal is. Egyes csoportokban – mint pl a lilék – a szociális és genetikai párzási rendszer gyakorlatilag megegyezik, míg más csoportokban a két változó között eltérés van (pl. függőcinegékénél). Jövőben tervezzük a genetika szaporodási rendszerek komparatív vizsgálatát is.
4. Egyedi konzisztencia. Köszönettel vettem ezt az érdekes javaslatot. A hazai függőcinegékénél tényleg vizsgáltuk a dezertáló viselkedés egyedi konzisztenciáját (Pogány et al. 2008). Az derült ki, hogy a nőstény függőcinegékénél a dezertálás konzisztens, azaz vannak dezertálásra hajlamos és nem hajlamos egyedek, azonban a hímek dezertáló viselkedése nem volt konzisztens.
5. Utódok értéke. A fészekaljméret mind a liléknél mind pedig a függőcinegékénél befolyásolja a dezertáló viselkedést. Például, a széki lile fiókák számának kísérletes manipulálásával kimutattuk

(Székely és Cuthill 2000), hogy a több fiókával rendelkező családokban a kétszülős gondozás hosszabb ideig tart mint a kevés fiókával rendelkező családokban.

6. Evolúciós időskála. Köszönettel vettem ezt az érdekes ötletet. Nem végeztünk ilyen vizsgálatokat, de átgondolom hogy a meglévő adatokkal össze lehet-e hasonlítani az evolúciósan fiatalabb és idősebb leszármazási vonalakat.
7. Adatminőség. Az utóbbi néhány év komparatív vizsgálataiban néztük az adatminőség és a mintavételi módszerből származó esetleges hatásokat. Az eddigi vizsgálatokban nem láttuk olyan jeleket amik aggodalomra adtak volna okot.
8. Ivararány konzisztenciája. Mivel az ivararány változik az évek során (és az évek között is), lényeges tudni mennyire ismételhetők az irodalomból származó becslések. A házi verébre például 28 publikált ivararány becslés van – ezek legalább 6 különböző becslési módszerrel készültek. Mégis úgy tűnik, hogy a becslések egymáshoz elég hasonlóak (1 ábra).



1. ábra. A házi verébek felnőttkori ivararánya 28 különböző vizsgálat alapján (Székely et al. 2014). A felnőttkori ivararány (függőleges tengely), a hímek arányát mutatja a felnőtt populációban a vizsgálatban használt verébek log egyedszámának függvényében ($b = -0.0186$, $t = 1.356$, $P = 0.187$).

9. Köszönettel vettem az egyéb észrevételeket.

Dr Magura Tibor

Köszönöm a bírálónak az érdekes kérdéseket és az értékes megjegyzéseket.

1. Mennyire tekinthető általános érvényűnek a Rensch-szabály? A vizsgált öt morfolometriai változó korrelálhatott egymással. Vizsgálták-e ezt, illetve ennek hatását a kapott eredményekre?

A madarak testméretének vizsgálatával kimutattuk hogy a Rensch-szabály majdnem minden madárcsoportban működik. Persze vannak csoportok ahol az allometria nem szignifikáns vagy éppen az ellenkező irányú kapcsolat felé mutat, ami megkérdőjelezi a "szabály" létjogosultságát. A T. Bíráló javaslatával konzisztens hogy a morfológiai tulajdonságok egymással korrelálnak, azonban elég variancia marad ahhoz, hogy az egyes változók eltérő allometriát mutassanak.

2. Vizsgálták-e hogy azok a kategorizálások/csoportosítások, amelyek hatása szignifikánsnak adódott, a valódi varianciának mekkora hányadát magyarázzák? Ha igen, milyen R^2 értékeket kaptak?

Nem vizsgáltuk hogy a variancia mekkora százalékát "magyarázzák" az általunk használt változók. Komparatív filogenetikai vizsgálatokban gyakori az alacsony R^2 – a kísérletes munkákkal szemben. Ennek több oka van, pl a komparatív filogenetikai vizsgálatok sokszor irodalomból gyűjtött adatokat használnak amik mindegyike hibát hordoz, és az adatgyűjtési módszerek egymástól eltérhetnek. Továbbá, a komparatív analízisek sokszor évmillió

kapcsolatokat kötnek össze, míg kísérletes munkákban ennél sokkal rövidebb időskálán dolgozunk.

3. A felnőttkori ivararány és a kelési-, a fiókakori ivararány, valamint az adult mortalitási eltérés közötti kapcsolat elemzésekor az ivararányokat arcsinus-négyzetgyök transzformációnak vetették alá. Miért volt szükség transzformációra és miért pont ilyen típusú transzformációt használtak? Transzformáció nélküli adatokra is szignifikáns összefüggést kaptak?

Komparatív vizsgálatokban rutinszerűen transzformáljuk a változókat a vizsgálat legelején, adva hogy a változók eloszlása sokszor jellegzetes. Például a testméret, diszperzió és territórium méret rendszerint log transzformálást igényel, míg a százalékos változók (pl. ivararányok) arcsin transzformációt. A százalékos változókat mi is arcsin transzformáljuk a komparatív vizsgálatokban, ami rendszerint statisztikailag korrektebb eloszlást produkál.

4. A további megjegyzéseket és javaslatokat köszönettel feljegyeztem.

Hivatkozások

- Katz, P. S. 2016. Model organisms' in the light of evolution. *Current Biology* 26: R641–R666.
- Pogány, Á., I. Szentirmai, J. Komdeur & T. Székely. 2008. Sexual conflict and consistency of offspring desertion in Eurasian penduline tit *Remiz pendulinus*. *BMC Evolutionary Biology* 8: 242.
- Székely, T., I.C. Cuthill. 2000. Trade-off between mating opportunities and parental care: brood desertion by female Kentish plovers. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 2087-2092.
- Székely, T., A Liker, R. P. Freckleton, C. Fichtel & P. M. Kappeler. 2014. Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proc Roy Soc London B* 281, article number: 20140342.